MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

TOME XXVI

FASCICULE 2

J. ANTHONY

ÉTUDE DE MOULAGES ENDOCRANIENS D'HIPPOPOTAMES DISPARUS

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V[e])

1948

Prix : **40 fr.**

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Nouvelle série, tome XXVI, fascicule 2, p. 31 à 56.

ÉTUDE DE MOULAGES ENDOCRANIENS D'HIPPOPOTAMES DISPARUS

PAR

J. ANTHONY.

On connaît fort mal l'encéphale des Hippopotames disparus. Le hasard et aussi la rareté des documents ont fait que ces animaux sont complètement restés en marge des recherches, pourtant bien nombreuses, entreprises sur le système nerveux central des Mammifères fossiles. Seul, à ma connaissance, un moulage endocranien artificiel d'Hippopotame de Madagascar a été reproduit jusqu'à présent, par Mlle Friant, en 1940 ; encore l'auteur n'y fait-il qu'une très brève allusion dans son texte. Je tiens à remercier ici bien vivement M. le Professeur Arambourg, Directeur du Service de Paléontologie du Muséum, de m'avoir fourni l'occasion d'aborder ce sujet, en me confiant l'étude de deux moulages endocraniens naturels. La tête contenant le premier a été rapportée par lui des gisements de l'Omo en 1932 ; elle faisait partie d'un lot comprenant quatre têtes osseuses et un grand nombre d'ossements divers qu'il a attribués à une nouvelle espèce d'Hippopotame : *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius*. Le second provient d'un crâne d'*H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* Falconer et Cautley des collections du Service de Paléontologie. L'un et l'autre appartenaient à des animaux adultes, ainsi que l'atteste l'état de la dentition. Les deux pièces ont été dégagées au burin ; quelques fragments, cependant, les bulbes olfactifs et le contenu de la gouttière maxillaire droite de *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius*, ont été obtenus, pour des raisons de commodité, par un moulage, au plâtre, de l'endocrâne à leur niveau. J'ai examiné d'autre part deux moulages artificiels de l'Hippopotame de Madagascar, *H.* (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* A. Grandidier. C'est surtout *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius* qui fournira matière à discussion, en raison de sa découverte récente et des affinités, étonnantes à première vue, que manifeste son encéphale.

A titre d'éléments comparatifs, j'ai utilisé deux moulages de chacun des représentants actuels, *H.* (*Tetraprotodon*) *amphibius* L. et *H.* (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton, qui sont, comme on le sait, très éloignés l'un de l'autre. Flower avait tenté, en 1887, de faire admettre que *Choeropsis liberiensis* n'était qu'un *H. amphibius* dégénéré. Il est en effet arrivé à Leidy, Milne-Edwards et Gratiolet d'accorder une valeur générique à des indications — telles que la taille relativement plus grande de la cavité crânienne — qui sont manifestement en

Source : MNHN, Paris

rapport avec le nanisme. Flower a eu parfaitement raison de relever et de commenter ces erreurs d'interprétation. Il n'en reste pas moins qu'on reconnaît unanimement aujourd'hui le sous-genre *Choeropsis*. J'ai cru devoir discuter, au cours de ce travail, les traits qui le caractérisent, la plus grande prudence s'imposant dès que l'on touche à la systématique d'un groupe comme les *Hippopotamidae*, dont l'instabilité de structure a si souvent déroutè les chercheurs ; *H. amphibius*, en particulier, a donné lieu, depuis l'étage villafranchien jusqu'à nos jours, à une diversité de sous-espèces, races ou variétés, d'abord décrites en tant qu'espèces nouvelles avant d'être ramenées à leur rang véritable.

L'aide de M. Richir pour le dègagement ou la fabrication des moulages, celle de MM. Creyx et Giesecké pour les photographies et la plupart des dessins, m'ont été des plus précieuses ; je leur exprime tous mes remerciements.

I. — DESCRIPTION

1. — H. (Tetraprotodon) protamphibius C. Arambourg.

Le moulage endocranien mesure approximativement 197 mm. de long, depuis l'extrémité antérieure des bulbes olfactifs, jusqu'au niveau d'une ligne transversale passant par le bord antérieur des condyles occipitaux. Il laisse voir pour ainsi dire complètement le télencèphale et, à sa face inférieure, le trajet d'un certain nombre de nerfs craniens, l'hypophyse, la protubérance et le bulbe rachidien. L'empreinte du rocher manque des deux côtés. Étant donné la grande friabilité de la pièce, qui explique la présence d'une dizaine de fragments, on a jugé préférable de ne pas dégager la région du cervelet ; *a priori*, du reste, elle n'était susceptible de donner que des indications fort imprécises, à cause de l'épaisseur particulière de la dure-mère à cet endroit.

Télencèphale.

Le télencéphale est long de 93 mm. 5, pour une largeur de 101 mm. et une hauteur de 65 mm. 5.

J'envisagerai successivement le néopallium et le rhinencèphale.

Vu de dessus, le neopallium apparaît en très mauvais état. Aucune anfractuosité cérébrale ne se discerne, à part, sur l'hémisphère droit, la partie postérieure du sillon latéral et de la suprasylvia. Les faces latérales sont moins endommagées. A droite, on reconnaît d'avant en arrière, tout d'abord la presylvia, venant confluer en bas avec la scissure rhinale antérieure ; elle limite vers l'avant une zone fort saillante, supportant l'extrémité inférieure du sillon γ ; puis le neopallium s'abaisse, entre deux sillons radiaires qui ne sont autres que les branches terminales du complexe sylvien ; ces branches, parallèles, délimitent entre elles un lobe K, dont la grande largeur est caractéristique des Hippopotames ; en arrière du complexe sylvien, l'hémisphère présente un renflement très marqué, parcouru de bas en haut par un gros vaisseau venu de la face inférieure du cerveau. A gauche, les mêmes éléments se retrouvent aisément, sauf

Source : MNHN, Paris

peut-être le sillon γ ; les branches du complexe sylvien sont surcroisées par quelques vaisseaux de direction radiaire ; mais surtout le segment longitudinal du sillon δ, impossible à repérer de l'autre côté, est ici bien net ; il divise en

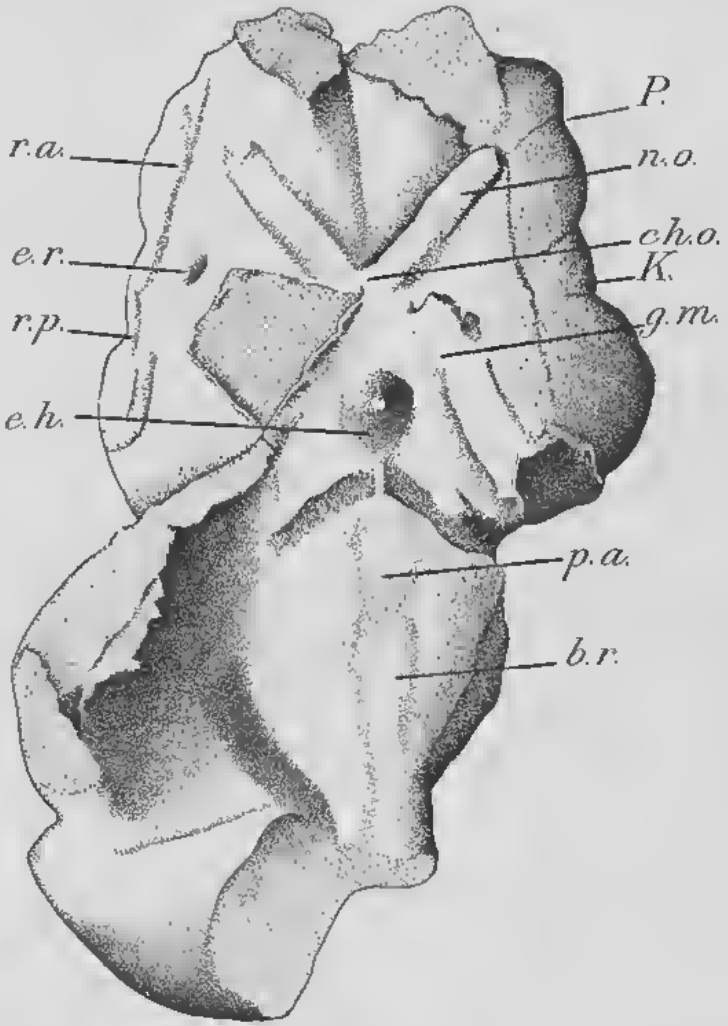


Fig. 1. Vue inférieure du moulage endocranien naturel de *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius* C. Arambourg. La largeur étounante du cerveau, la situation très postérieure de l'empreinte hypophysaire sont particulièrement à retenir ; *b. r.*, bulbe rachidien ; *ch. o.*, chiasmaoptique ; *e. h.*, empreinte hypophysaire ; *e. r.*, scissure endorhinale ; *g. m.*, gouttière maxillaire ; *K.*, lobe K ; *n. o* , nerf optique ; *p. a.*, protubérance annulaire ; *r. a.*, scissure rhinale antérieure ; *r. p.*, scissure rhinale postérieure.

deux, comme c'est la règle chez les Hippopotames, l'énorme circonvolution comprise entre la suprasylvia et le complexe sylvien, et qui correspond au *gyrus arcuatus* n° 2 de la nomenclature de Leuret.

Le rhinencéphale se sépare du néopallium suivant les scissures rhinales dont l'angle, ouvert et légèrement en avant, mesure approximativement 129° sur l'hémisphère droit, où il est relativement facile à relever ; la rhinale antérieure

Source : MNHN, Paris

est parfaitement indiquée, depuis l'extrémité antérieure du cerveau jusqu'à l'origine du complexe sylvien ; la rhinale postérieure ne se distingue vraiment qu'à droite, et seulement dans sa moitié antérieure. On remarque de chaque côté les formations rhinencéphaliques suivantes d'avant en arrière :

Fig. 2. Profil du bulbe olfactif gauche chez *Hippopotamus* (*Tetraprotodon*) *protamphibius* C. Arambourg. G. N.

a) le bulbe olfactif, ovoïde, à grand axe oblique en bas et en arrière ; sa surface est hérissée de petites tubérosités, points de terminaison apparente des nerfs olfactifs.

b) les tractus olfactifs, constituant une volumineuse masse commune nettement convexe transversalement et sur laquelle vient se brancher le bulbe olfactif selon l'angle de 66° 5 environ ; en regard de l'origine du complexe sylvien une courte dépression longitudinale, formée par la scissure endorhinale, marque la limite entre le *tractus olfactorius lateralis*, en dehors, et le tubercule olfactif en dedans.

c) le lobe piriforme, faisant suite au *tractus olfactorius lateralis* ; vu de dessous, il est très largement débordé en dehors par le neopallium.

Diencéphale et ses rapports.

La face inférieure du cerveau laisse voir diverses formations étrangères au télécenphale : dépendances du diencéphale, nerfs craniens, vaisseaux. Sur la ligne médiane, encadré par les tubercules olfactifs, s'étend en premier lieu le chiasma optique ; relativement large, il reçoit les deux nerfs optiques ; ceux-ci ont obliquement croisé, pour le joindre, la face inférieure des tractus olfactifs ; leur direction, prolongée en avant et en dehors, rencontrerait le néopallium à hauteur de la presylvia ; ils interceptent entre eux un angle de 85°5, dont la bissectrice est tracée par la portion apparente de la scissure interhémisphérique. Il est à noter que sur plus de trois centimètres, chaque nerf optique semble faire corps avec le télencéphale ; à partir du chiasma et sur un parcours assez long, le nerf était donc logé dans une simple gouttière, et non pas dans le véritable tunnel osseux qu'est habituellement le « conduit optique ». Plus en arrière, à 18 mm. du bord antérieur du chiasma — son bord postérieur n'est pas visible — une petite éminence médiane, à peu près hémisphérique et mesurant 12 mm. de diamètre, figure l'hypophyse ; elle se maintient à distance d'une dépression transversale, profonde, empreinte de la lame quadrilatère, dont le bord antérieur constitue la limite postérieure de la selle turcique. Latéralement par rapport à l'hypophyse un gros cordon assez irrégulier, particulièrement net à gauche, couvre la moitié interne du lobe piriforme ; il est composé de trois segments :

a) un segment postérieur, vertical correspondant au contenu de la partie externe du trou déchiré antérieur, c'est-à-dire essentiellement au nerf maxil-

Source : MNHN, Paris

laire inférieur, branche du trijumeau ; son bord externe est à 2 cm. 2 du contour néopalléal ;

b) un segment moyen, oblique en avant et en dedans, formé par le contenu de la gouttière maxillaire et comprenant par conséquent, sans qu'il soit naturellement possible de les discerner, les nerfs suivants :

maxillaire supérieur,
ophtalmique de Willis, tous deux branches du trijumeau,
moteur oculaire commun,
moteur occulaire externe,

auxquels se joint, à mi-chemin, le nerf pathétique ;

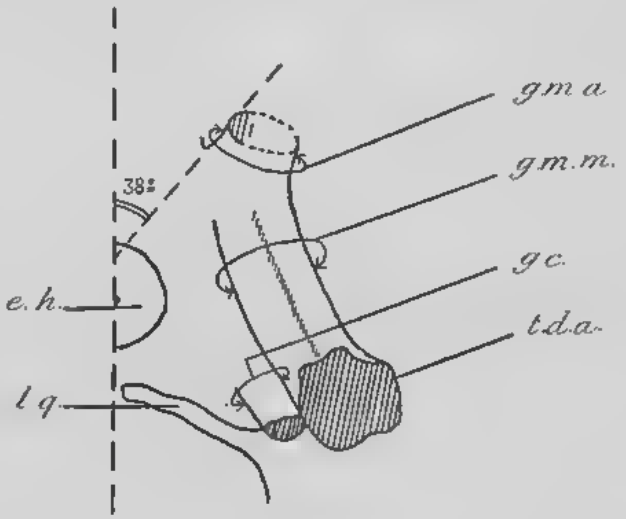


Fig. 3. Rapports latéraux de l'empreinte hypophysaire chez *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius* C. Arambourg. — *g. c.*, gouttière caverneuse, contenant le sinus caverneux avec, à son intérieur, l'artère carotide interne venue de la partie interne du trou déchiré antérieur; *g. m. a.*, extrémité antérieure de la gouttière maxillaire, au moment où elle aboutit à l'énorme orifice résultant de la fusion de la fente sphénoïdale et du trou grand rond ; *g. m. m.*, partie moyenne de la gouttière maxillaire, contenant les nerfs maxillaire supérieur, ophtalmique, moteur oculaire commun et moteur oculaire externe ; *l. q.*, empreinte de la lame quadrilatère ; *t. d. a.*, partie externe du trou déchiré antérieur, où s'engage verticalement le nerf maxillaire inférieur pour sortir du crâne. Pour la signification des autres lettres, voir la légende de la fig. 1. Schématique.

c) un segment antérieur, comprenant les mêmes éléments, dont la moitié interne, seule conservée, est fortement oblique en avant et en dehors : par son bord interne, répondant au nerf moteur oculaire commun, elle fait avec le plan sagittal médian un angle 38° ; d'autre part, à l'encontre des précédents, ce segment s'écarte également du plan de la face inférieure du cerveau, pour se porter légèrement en bas ; c'est à ce niveau en effet qu'existe sur la base du crâne des Ongulés Artiodactyles l'énorme orifice résumant la fente sphénoïdale et le trou grand rond des Solipèdes, et dans lequel s'engagent tous les éléments de la gouttière maxillaire, destinés à la face.

Entre le contenu de la gouttière maxillaire et la lame quadrilatère, une empreinte plus légère, un peu plus étroite et aussi beaucoup plus courte, situe

Source : MNHN, Paris

l'emplacement de la gouttière caverneuse ; l'artère carotide interne, venue du cou par le tiers interne du trou déchiré antérieur, se trouve engagée là dans le sinus caverneux.

En arrière du cerveau, on aperçoit la forte saillie de la protubérance annulaire, puis la face inférieure du bulbe, se rétrécissant brusquement dans son tiers postérieur.

2. — H. (Tetraprotodon) Lemerlei A. Grandidier.

Le moulage de *T. Lemerlei*, représenté planche III, mesure 161 mm. de l'extrémité antérieure des lobes olfactifs au trou occipital.

Télencéphale.

La longueur du télencéphale est de 101 mm. pour 92 mm. 5 de largeur et 65 mm. de hauteur. Le néopallium, en dehors de quelques empreintes vasculaires, laisse voir d'avant en arrière la présylvia, le sillon γ, le complexe sylvien avec le lobe K et le sillon δ ; ils présentent entre eux les mêmes rapports que dans les deux espèces actuelles ; la suprasylvia et le latéral ne se discernent pas.

Le rhinencéphale borde inférieurement le néopallium suivant un angle difficile à préciser, le grain de ce moulage artificiel, exécuté en plâtre, étant beaucoup plus grossier que celui du sable constituant la pièce précédente ; on peut dire approximativement que l'angle des rhinales est de l'ordre de 118°. Les bulbes olfactifs dépassent de 2 cm. l'extrémité antérieure du neopallium ; les tubercules olfactifs ne se distinguent pas du *tractus olfactorius lateralis* ; le lobe piriforme, croisé obliquement de bas en haut et d'avant en arrière par un gros vaisseau, est très légèrement débordé en dehors par la région postérieure du neopallium.

En *norma verticalis* le télencéphale, carré à son extrémité antérieure, se rétrécit quelque peu au niveau du complexe sylvien, puis atteint en arrière de celui-ci sa largeur maxima : 92 mm. 5.

Diencéphale et ses rapports.

L'hypophyse forme un relief médian accusé. Elle répond immédiatement en avant au chiasma optique, où les nerfs optiques se croisent suivant un angle de 71°. En arrière elle répond à la lame quadrilatère. Latéralement le gros cordon nerveux emplissant de chaque côté la gouttière maxillaire s'écarte à 25° de la ligne médiane ; il est longé en dedans, dans sa moitié postérieure, par le sinus caverneux ; au moment où il émerge du trou déchiré antérieur, il affleure le plan sagittal tangent à la partie postérieure du cerveau.

Derrière le cerveau on devine à la face inférieure du moulage plutôt qu'on ne voit réellement, la protubérance annulaire, bordée par la partie supérieure et interne des bulles auditives, et le bulbe rachidien d'où émerge, en avant du collet, la XII[e] paire crânienne. A la face supérieure de la pièce, les points

Source : MNHN, Paris

d'insertion de la dure-mère sur la face endocranienne de l'écaille occipitale se groupent sur les côtés en deux crêtes obliques en haut, en avant et en dedans, entre lesquelles se place une zone d'aspect irrégulier, recouvrant le cervelet ; plus en arrière, se trouve la face supérieure du bulbe.

3. — H. (Hexaprotodon) sivalensis Falconer et Cautley.

Le moulage a été extrait d'une tête osseuse incomplète mesurant 150 mm. depuis le bord postérieur de l'orbite jusqu'à la face externe de l'écaille occipitale. L'encéphale mesure 178 mm. du bord antérieur des bulbes olfactifs au bord postérieur de la XII[e] paire crânienne ; l'état dans lequel il se trouve ne laisse apercevoir aucune anfractuosité néopalléale ni aucune circonvolution. On s'est guidé, pour découvrir l'encéphale, sur la coloration franchement rouille de l'os, qui tranche sur l'aspect grisâtre du moulage. Plusieurs petites écailles osseuses ont été conservées, à dessein çà et là, afin de montrer que la forme de la pièce n'a pas été altérée durant cette opération ; seule leur présence à certains endroits, est en effet capable d'éliminer un doute à cet égard.

Longueur du télencéphale : 100 mm.
Largeur maxima : 86 mm.
Hauteur maxima : 68 mm.

Le dégagement de la pièce a mis en évidence une disposition remarquable de certains os du crâne, aussi bien à la voûte qu'à la base, autour de la partie antérieure du télencéphale : les sinus que l'on rencontre habituellement chez les autres Hippopotames se trouvaient notablement amplifiés et leur nombre s'était même accru. En dehors des sinus frontaux, qui s'étendaient en arrière jusqu'à l'emplacement du lobe K ; en dehors du simus sphénoïdal qui atteignait la paroi antérieure de la selle turcique, de volumineuses cellules osseuses s'étaient creusées dans l'épaisseur des ailes du sphénoïde, séparant les gouttières maxillaires des nerfs optiques et surtout, sur une hauteur voisine de deux centimètres, de la face inférieure du néopallium. Ainsi que l'avait déjà signalé Colbert (1935), les orifices de la base du crâne se présentent comme chez *H.* (*Tetraprotodon*) *amphibius*.

Les plissements sont complètement effacés. En vue supérieure, on distingue seulement, à gauche, un segment du sillon γ. Une volumineuse crête figurant la faux du cerveau, sépare deux hémisphères relativement petits pour la taille de l'animal, et qui ont tendance à s'effiler à leur extrémité antérieure ; dans leur tiers moyen, aucun rétrécissement n'indique l'emplacement du complexe sylvien ; en arrière, comme chez les deux types précédents, leur largeur atteint sa valeur maxima.

En vue latérale, on est frappé par l'abaissement apparent de la totalité du cerveau relativement aux bulbes olfactifs. A son extrémité antérieure, le cerveau est situé au fond d'une dépression comblée par les sinus frontaux et le plaçant à plus d'un centimètre au-dessus du plan horizontal passant par le bord supérieur des bulbes olfactifs. Dans toute sa moitié antérieure, du reste, jusqu'au

Source : MNHN, Paris

niveau supposé du complexe sylvien, il ne dépasse pas ce plan. Plus en arrière, il s'élève très peu au-dessus.

En raison de la présence des sinus osseux dont je viens de parler et qui masquent complètement, en *norma lateralis*, les pédoncules olfactifs, il est absolument impossible d'évaluer, même approximativement, l'angle des rhinales. Au-dessus de la moitié postérieure de la gouttière maxillaire, on aperçoit à gauche le lobe piriforme, séparé du néopallium par une petite dénivellation ; il est beaucoup moins distinct à droite, où un léger enfoncement de écaille temporale s'est probablement produit au cours de la fossilisation.

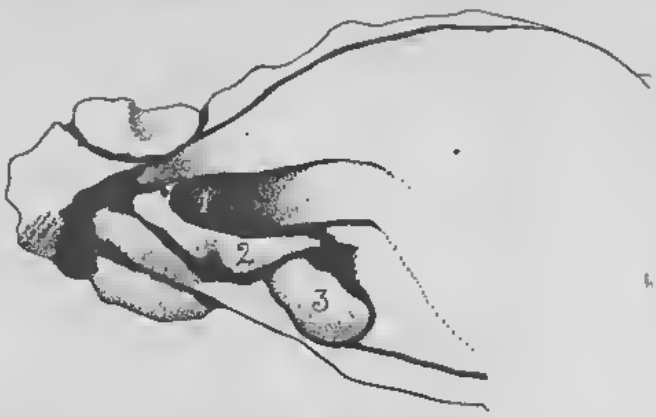


Fig. 4. Vue latérale gauche du cerveau de *H.* (*Tetraprotodon*) *sivalensis* Falc. et Cautl., destinée à montrer les sinus alisphénoïdaux (1, 2, 3,) ainsi que l'affaissement apparent de la partie antérieure du cerveau par rapport aux bulbes olfactifs. G. N.

Vu du dessous, l'encéphale offre à considérer tout d'abord les pédoncules olfactifs. Inclinés l'un sur l'autre à 94° *sur toute le longueur*, ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur la coupe involontairement pratiquée pendant le dégagement de la pièce, ils longent d'avant en arrière une crête médiane, dépendant de la face supérieure du corps du sphénoïde et prolongeant l'apophyse *crista galli* jusqu'à la fossette optique. Les nerfs optiques, derrière lesquels ils disparaissent, convergent vers le chiasma sous un angle de 54° ; de section elliptique, comme on le voit à droite, dans une première partie de leur trajet, ils côtoient profondément les sinus frontaux, à distance du néopallium ; puis ils s'aplatissent avant d'entremêler leurs fibres au niveau d'un chiasma remarquablement étiré d'avant en arrière, sur une longueur de près de 2 cm. L'hypophyse forme une saillie élevée surplombant directement le bord antérieur du chiasma. Entre elle et les nerfs optiques se trouvait l'énorme sinus sphénoïdal, recoupé par une cloison médiane et de capacité largement supérieure à celle que l'on note d'ordinaire chez *T. amphibius*. De part et d'autre de la selle turcique, s'étendent les gouttières maxillaires visibles sur tout leur trajet ; débutant au trou déchiré antérieur, où elles sont à 1 cm. 5 en dedans du contour néopalléal, elles s'incurvent légèrement en dehors puis, après avoir dépassé le niveau de l'hypophyse, se portent en droite ligne vers l'hiatus orbitraire. En arrière des sphénoïdes, la protubérance annulaire se distingue à grand peine du bulbe rachi-

Source : MNHN, Paris

dien par un relief plus accusé. A la limite postérieure de la pièce, deux gros cordons, représentant de chaque côté le nerf grand hypoglosse, émergent du bulbe.

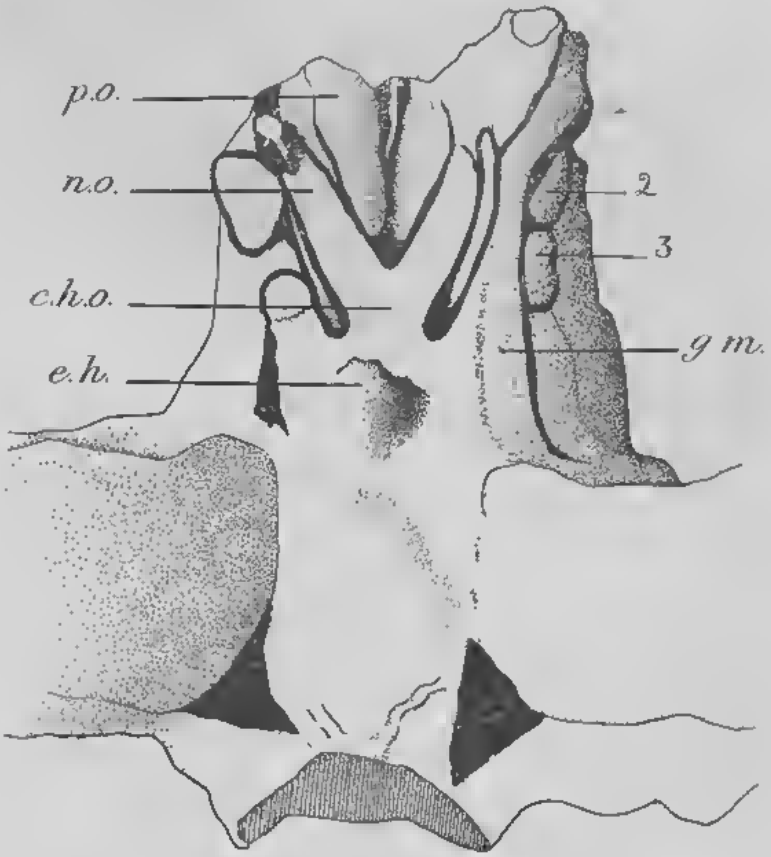


Fig. 5. Vue inférieure du moulage endocranien naturel de *H.* (*Tetraprotodon*) *sivalensis* Falc. et Cautl. Remarquer notamment les sinus alisphénoïdaux (2, 3), caractéristiques de cet Hippopotame. Pour la signification des lettres, voir la légende des fig. 1 et 3. G. N.

II. — INTERPRÉTATION

1. — H. (Tetraprotodon) protamphibius. C. Arambourg.

Télencéphale.

Les mensurations prises sur le moulage permettent de calculer trois indices traduisant les rapports qui existent entre la largeur, la longueur et la hauteur du télencéphale. Ces trois indices sont mis en parallèle, dans le tableau ci-contre, avec ceux que l'on peut rencontrer chez *H.* (*Tetraprotodon*) *amphibius* et *H.* (*Choeropsis*) *liberiensis*. Tous les chiffres cités ont été relevés sur des moulages endocraniens de spécimens adultes ou subadultes ; leur confronta-

Source : MNHN, Paris

tion en ce qui concerne les indices $2\frac{(H \times 100)}{L}$ et $3\frac{(H \times 100)}{La}$ ne donnent que des renseignements de faible portée, à cause de l'amplitude des variations individuelles ; à peine peut-on dire que par le rapport de la hauteur à la longueur, le télencéphale de *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius* se rapproche plutôt de celui de *H. liberiensis*. L'indice se montre plus significatif ; en raison de la largeur remarquable des hémisphères, il prend une valeur exceptionnellement élevée, 111, dépassant de loin le chiffre le plus voisin, 102,3, qu'offre *H. liberiensis*, n° 1936-404. A ne considérer que sa forme d'ensemble, le télencéphale de *H. protamphibius* est donc de hauteur moyenne, assez court, et très large ; c'est celui de *H. liberiensis* qui s'en écarterait le moins, bien que les indices laissent subsister entre eux un décalage notable.

Mais en suivant le contour de chaque hémisphère, de nouveaux éléments de comparaison se font jour. Ce contour est fait, comme je l'ai dit plus haut, de deux saillies séparées par une dépression. La première saillie se soulève immédiatement en arrière de la présylvia, à l'endroit parcouru par le sillon γ. La seconde, plus prononcée, est située à la partie toute postérieure de l'hémisphère et donne à ce dernier sa largeur maxima ; entre les deux saillies, le complexe sylvien pousse ses deux branches radiaires dans un large étranglement.

DIMENSIONS ET INDICES DU TÉLENCÉPHALE DES HIPPOPOTAMES D'APRÈS LES MOULAGES ENDOCRANIENS.

	Long. du Télenc. L, en mm.	Larg. du Télenc. La, en mm.	Haut. du Télenc. H, en mm.	Indice 1 $\frac{La \times 100}{L}$	Indice 2 $\frac{H \times 100}{L}$	Indice 3 $\frac{H \times 100}{La}$
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *amphibius* L. n° A.2215	112	109	70	97,3	62,5	64,7
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *amphibius* L. n° A.10.122 [1]	111	112	74	100,9	66,6	66
Hippopotamus (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton n° 1936-404	83	85	54	102,3	65	63,5
Hippopotamus (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton n° A.10.511 [1]	89	87,5	67	98,3	75,2	76,5
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* A. Grand, n°	101	92,5	65	91,6	64,3	70,2
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* A. Grand, n° 1937-50 [2]	99	90,5	59	91,4	59,5	65,1
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *protamphibius* C. Arambourg	93,5	104	66,6	111	71,6	63,9
Hippopotamus (*Hexaprotodon*) *sivalensis* Falc. et Cautl	100	86	68	86	68	79

1. Chiffres cités par Mlle FRIANT.
2. Chiffres cités par Mlle FRIANT, sous le nom de *Hippopotamus* (*Tetraprotodon*) *madagascarieusis* Guldberg.

Source : MNHN, Paris

ANGLE DES CONDUITS OPTIQUES.

Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *amphibius* L. n° A-10.122 (Moulage)	92°
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *amphibius* L. n° A-2.215 (Moulage)	93°
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *amphibius* L. 1913-27 (Crâne)	90°
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *amphibius* L. sans n° (Crâne)	95°
Hippopotamus (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton n° 1936-404 (Moulage)	59°
Hippopotamus (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton n° A-10.511 (Moulage)	66°
Hippopotamus (*Choeropsis*) *liberiensis* n° 1944-146 (Crâne)	70°
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* A. Grand. sans n°	71°
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* A. Grand. n° 1937-50	66°
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *protamphibius* C. Arambourg (Moulage)	85°5
Hippopotamus Hexaprotodon) *sivalensis* Falc. et Cautl. (Moulage)	54°

Cette forme est reproduite chez *H. liberiensis*; le huit de chiffre qu'elle compose y est sensiblement moins aplati ; *H. amphibius*, au contraire, possède des hémisphères dont la largeur ne cesse de décroître d'arrière en avant, et l'étranglement destiné au complexe sylvien s'atténue au point de pouvoir passer inaperçu.

L'angle des scissures rhinales accuse une valeur moyenne pour un Hippopotame adulte et n'attire aucun commentaire.

Le rhinencéphale est intéressant par l'orientation des bulbes olfactifs. On sait depuis MILNE EDWARDS que ces organes ont une allure assez dissemblable dans les deux espèces actuelles d'Hippopotames; courts, mais très développés verticalement dans l'espèce naine de Libéria, où ils prennent l'aspect des « socs saillants » suivant l'expression de P. GERVAIS, c'est dans le sens longitudinal qu'ils s'allongent chez l'Hippopotame amphibie; leur grand axe, en conséquence, fait avec la direction des tractus olfactifs un angle tout différent, bien qu'il varie dans des proportions non négligeables avec l'individu. A ce point de vue, *H. protamphibius* se rapproche nettement de *H. liberiensis*.

DIENCÉPHALE ET SES RAPPORTS.

J'étudierai dans l'ordre la deuxième paire cranienne, puis la région hypophysaire et les éléments vasculo-nerveux qui la longent latéralement.

Source : MNHN, Paris

Les nerfs optiques se rejoignent au niveau du chiasma en traçant un angle bien défini, très voisin de celui qu'on rencontre chez *H. amphibius* ; chez l'un comme chez l'autre, la direction de ces nerfs, continuée vers l'avant, croiserait celle de la présylvia. D'autre part, *H. amphibius* montre parfois au lieu d'un conduit optique complètement fermé, cette simple gouttière que j'ai constatée sur *H. protamphibius*. *H. liberiensis*, de son côté, a des nerfs optiques beaucoup plus convergents, se projetant, aussi loin qu'on les prolonge, sur le rhinencéphale.

La région qui s'étend du bord postérieur du chiasma au bord antérieur de la lame quadrilatère correspond au moulage de la selle turcique. Elle supporte dans sa moitié postérieure l'empreinte hypophysaire, tout à fait remarquable par son emplacement, car dans le groupe des Artiodactyles Bunodontes, c'est immédiatement en arrière du chiasma qu'elle se forme habituellement ; une situation aussi paradoxale ne se voit que chez *H. liberiensis* et me paraît par suite constituer un facteur précieux de rapprochement avec cet Hippopotame. Mais, quelle en est la signification exacte ? Faut-il penser, avec Milne Edwards, que l'hypophyse de *H. liberiensis* est plus postérieure que celle de *H. amphibius* ? Certainement pas. Outre qu'*a priori* une disposition de ce genre entraînerait inévitablement une allure insolite du plancher du 3e ventricule, l'examen du cerveau lui-même, coupant court à toute discussion, montre que le point d'insertion de la tige hypophysaire, lui, n'a pas varié. Comment se fait-il alors que l'empreinte hypophysaire soit déportée vers l'arrière ? Un moulage endocranien, il ne faut pas l'oublier, reproduit naturellement la forme de l'encéphale, mais avant tout, celle de la cavité endocranienne. Dans bien des endroits cela revient pratiquement au même, le néopallium, le rhinencéphale, la protubérance annulaire et la face inférieure du bulbe rachidien s'appliquant intimement à l'endocrâne par le seul intermédiaire des méninges. Au niveau de la face supérieure du sphénoïde, toutefois, un important réseau admirable artériel, alimenté de chaque côté par la carotide interne et par une branche rétrograde de la maxillaire interne ou de l'ophtalmique, suivant les cas, entoure complètement l'hypophyse des Hippopotames ; de là partent les artères destinées au cerveau. L'hypophyse, dans ces conditions, engainée dans son manchon vasculaire, ne déprime la selle turcique que par sa partie la plus déclive, et le réseau admirable, d'autre part, ne laisse aucune trace sur son support osseux. Or j'ai pu m'assurer sur le cadavre que la partie la plus déclive de l'hypophyse, chez *H. liberiensis*, est sa portion toute postérieure, tandis que chez *H. amphibius* elle se place dans le prolongement de la tige hypophysaire. J'explique ainsi le décalage apparent de cet organe sur les pièces de *H. liberiensis* et, par analogie, je pense que le moulage de la selle turcique de *H. protamphibius* entraîne les mêmes considérations. Corrélativement au recul de l'empreinte hypophysaire, le profil de la selle turcique se modifie profondément ; au lieu de faire suite vers l'arrière à l'étage antérieur de la base du crâne en formant avec lui une brusque dénivellation, comme c'est la règle dans les Artiodactyles Bunodontes et spécialement chez *H. amphibius* l'étage moyen lui succède selon un plan faiblement incliné.

Source : MNHN, Paris

Les formations vasculaires et nerveuses qui longent latéralement le diencéphale, respectivement logées, de part et d'autre de la ligne médiane, dans les gouttières caverneuse et maxillaire, n'offrent rien de bien particulier par elles-mêmes, excepté l'angle que fait, avec le plan sagittal médian, le segment antérieur du gros cordon nerveux au moment où il quitte le crâne. Cet angle est proche de celui de *H. amphibius*. Mais l'indication qu'il donne est de moindre valeur, on verra pourquoi ci-dessous, que les rapports des nerfs de la V[e] paire. Les trois branches du trijumeau : nerfs maxillaire inférieur, maxillaire supérieur et ophtalmique, sont très fortement débordés en dehors par la partie postérieure des hémisphères ; l'aspect obtenu est le résultat de la largeur énorme du télencéphale. *H. liberiensis* offre encore, à cet égard, une topographie similaire due, en même temps, à la largeur du télencéphale qui est cependant moins forte toutes proportions gardées, et également au fait que

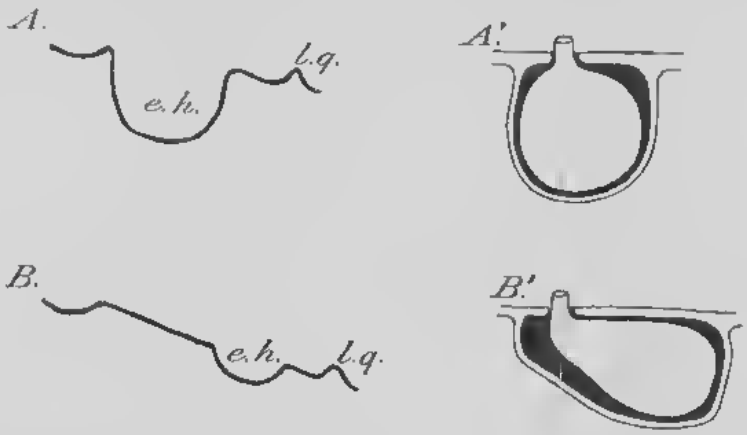


FIG. 6. A gauche, profil de la selle turcique chez *H.* (*Tetraprotodon*) *amphibius* L. (*A*) et chez *H.* (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton (*B*). — A droite, allure de l'hypophyse chez le premier (*A'*) : nouveau-né n° 1945-155, et chez le second (*B'*) ; fœtus n° 1939-627, donnant l'explication des différences de ce profil. Schématique.

la face remarquablement courte de l'animal justifie une innervation réduite, et, donc des trijumeaux moins volumineux. C'est pour des raisons inverses que chez *H. amphibius* le trijumeau atteint pratiquement le niveau du bord externe du télencéphale, à l'endroit où le nerf maxillaire inférieur s'engage dans le trou déchiré antérieur.

*
* *

Par l'exposé qui précède, on a pu constater que le moulage endocranien de l'Hippopotame de l'Omo révèle des affinités indubitables avec l'espèce naine de Libéria. Mais on aura noté pareillement que d'autres indices, en réalité beaucoup moins nombreux puisqu'ils se ramènent à deux, plaident en faveur d'un rapprochement avec l'Hippopotame amphibie. La nécessité se fait donc sentir d'essayer de comparer ces données, de les classer, et d'établir entre elles, autant qu'il est possible, un ordre hiérarchique ; un seul caractère, reconnu fondamental, peut avoir en effet plus de poids que plusieurs autres de second plan.

Source : MNHN, Paris

ANGLE DU NERF MOTEUR OCULAIRE COMMUN AVEC LE PLAN SAGITAL MÉDIAN
(n'a été pris que lorsqu'il était bien apparent)

Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *amphibius* L., n° A. 10.122	43°	(côté gauche seulement)
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *amphibius* L., n° A. 2.215	42°	(côté droit seulement)
Hippopotamus (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton, n° 1936-404	27°	
Hippopotamus (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton, n° 1944-146	25°	
Hippopotamus (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton, n° 10.511	22°5	
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* A. Grand. sans n°	25°	
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* A. Grand. n° 1937-50	23°	
Hippopotamus (*Tetraprotodon*) *protamphibius* C. Arambourg	38°	(côté gauche seulement)
Hippopotamus (*Hexaprotodon*) *sivalensis* Falc. et Cautl	24°	(côté droit seulement)

L'Hippopotame de l'Omo rappelle l'Hippopotame amphibie par le grand écartement de ses nerfs optiques et, en second lieu, par un écartement également prononcé de ses nerfs moteurs oculaires communs. Ces deux traits se réduisent au fond en un seul, parce qu'ils procèdent d'une même cause, décelable par l'étude des crânes : c'est la migration de l'orbite. Destinées respectivement au globe oculaire et à ses muscles moteurs, la II[e] et la III[e] paires doivent nécessairement suivre l'orbite dans le déplacement, en haut et en dehors, qu'elle effectue, de façon modérée chez *H. protamphibius*, de façon plus accentuée chez *H. amphibius*. L'espèce fossile considérée manifeste par là une tendance à la vie amphibie, qui peut être simplement le résultat d'un phénomène de parallélisme et qui, en tout cas, ne constitue pas un état foncier.

Bien au contraire, *H. protamphibius* et *H. liberiensis* s'apparentent par des caractères indépendants de l'action du milieu et qui de ce fait ont une valeur beaucoup plus grande. La forme du télencéphale, tout d'abord, est voisine, avec ce développement particulier de ses régions antérieure et postérieure, de part et d'autre du rétrécissement moyen contenant le complexe sylvien ; c'est l'acquisition de cette forme qui fait (*H. protamphibius*) ou qui contribue à faire (*H. liberiensis*) que le bord externe de l'hémisphère, vu de dessous, passe très en dehors du nerf trijumeau ; c'est ce même élargissement postérieur qui détermine sur l'exocrâne, au niveau du contour interne de la fosse temporale, le bombement que l'on constate dans les deux espèces, à l'union de l'os pariétal avec l'écaille temporale. Mais la morphologie de la selle turcique est encore plus significative, car dans le sous-ordre des Artio-

Source : MNHN, Paris

dactyles Bunodontes, *H. liberiensis* est le seul type approchant á cet égard de *H. protamphibius* ; or une telle conformation peut être regardée comme foncière : elle affecte le tiers médian de l'étage moyen de la base du crâne, qui est

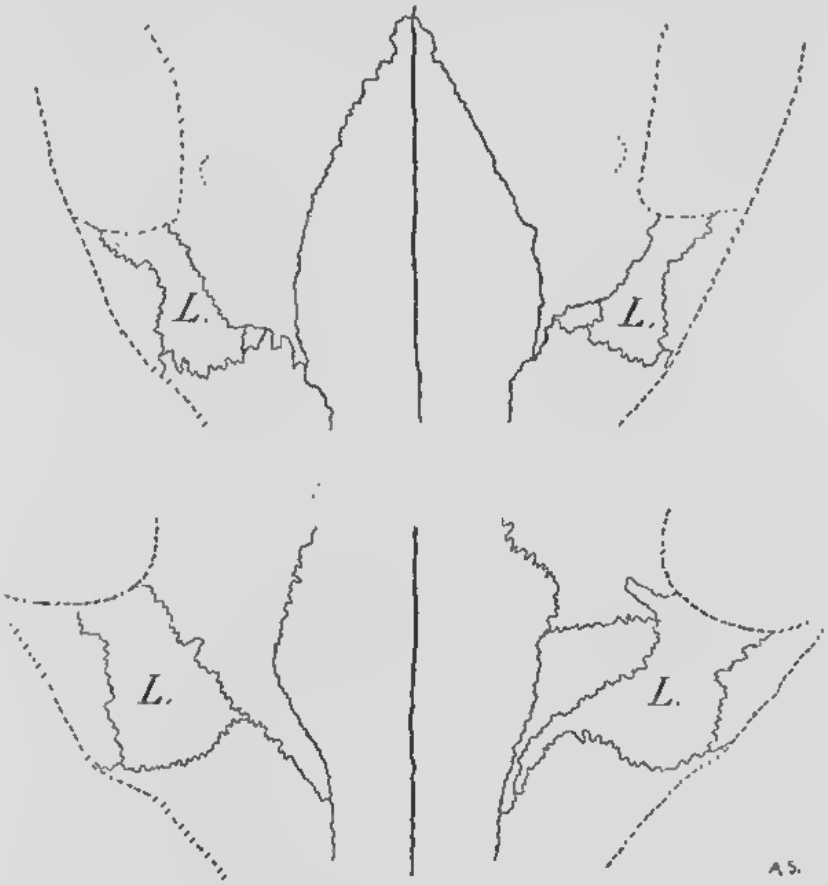


Fig. 7. Rapports des os lacrymaux (L.) chez *Hippopotamus (Choeropsis) liberiensis* Morton ; en haut, sur l'exemplaire n° 1936-404 du Laboratoire d'Anatomie Comparée ; en bas, sur un spécimen sans numéro du Laboratoire de Mammalogie.

en principe une zone remarquablement stable, puisque échappant aux effets des différentes courbures encéphaliques au cours de l'ontogénie, de même qu'à l'extension des diverses parties du télencéphale et du cervelet, elle joue en quelque sorte un rôle de pivot dans le développement de la tête.

*
* *

Par la forme du télencéphale, l'aspect de la selle turcique, le retentissement de ces particularités sur les formations adjacentes, et aussi, accessoirement par l'orientation des bulbes olfactifs, *H. protamphibius* paraît ainsi relativement proche de la lignée de *H. liberiensis*. Avant d'aller plus loin dans l'interprétation, reprenons les faits, étrangers à la morphologie cérébrale, qui ont

Source : MNHN, Paris

servi à la création de la nouvelle espèce. Le professeur Arambourg a fait valoir avant tout les rapports des os de la face dans la région pré-orbitaire. Le lacrymal s'articule toujours largement avec le nasal chez *H. amphibius*, tandis que sur toutes les têtes osseuses de *H. protamphibius* où les sutures sont repérables, il en est complètement séparé par une apophyse frontale ; en outre cette même apophyse se termine, vers l'avant, exactement à la même hauteur que le lacrymal, avec lequel elle converge. De son côté, *H. liberiensis* présente un lacrymal entièrement isolé du nasal, ce qui constitue un premier point commun, constant me semble-t-il. Mais, de plus, éventuellement, on peut relever, comme sur *H. liberiensis*, n° 1936-404 des Collections du Service d'Anatomie comparée, une disposition rigoureusement superposable à celle de *H. protamphibius*. Il convient d'ajouter que les variations individuelles, chez le nain de Libéria, reflètent parfois une tendance à réaliser un aspect identique ; un os wormien se remarque alors en regard de l'extrémité antérieure du lacrymal.

Le système dentaire fournit quelques indications dans le même sens. En dehors de celles que le professeur Arambourg a relevées sur les molaires, j'en citerai une, assez frappante, relative aux canines. *H. liberiensis* est pourvu de canines supérieures dont la face postérieure est creusée d'une gorge très large et très profonde, de sorte qu'en section transversale elles affectent une allure réniforme très spéciale. Morton l'avait déjà remarqué en 1849[1] ; Falconer et Milne Edwards l'ont souligné après lui. A l'opposé, les canines de *H. amphibius* ne montrent au même niveau qu'une simple rainure, dont le développement moyen, établi après examen de 41 têtes osseuses au Laboratoire d'Anatomie Comparée, est figuré ci-contre. Dans le lot de dents séparées de *H. protamphibius* dont dispose le Service de Paléontologie, j'ai identifié deux canines supérieures droites : elles portent cette même gorge, à peine moins profonde que sur *H. liberiensis* ; par ailleurs, ces deux canines n'offrent absolument pas les cannelures longitudinales caractéristiques des Hippopotames amphibies.

*
* *

La parenté de *H. protamphibius* avec *H. liberiensis* me paraissant imposée par l'anatomie de l'encéphale et de la tête osseuse, un autre problème se pose maintenant : par les points communs qu'ils présentent, comment faut-il situer ces types dans le groupe des Hippopotames ?

Le professeur Arambourg a montré que la disposition de la région pré-orbitaire de *H. protamphibius* — et donc aussi de *H. liberiensis* — révèle un stade intermédiaire entre *H. amphibius* et *H. sivalensis* ; l'apophyse frontale s'arrête à hauteur de l'extrémité antérieure du lacrymal ; sur *H. sivalensis*, elle descend beaucoup plus bas, et, à l'opposé, sur *H. amphibius*, elle est clas-

1. Morton (S. G.). Additional observations on a new Species of Hippopotamus. *J. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 2e series, vol. I, 231-39, pl. XXXII-XXXIV (1849).

P. 232. « The (upper) canins are about an inch in the longest diameter, and remarkable for a deep posterior groove or furrow, extending about half the depth of the tooth, and giving in cross section (and consequently the corresponding alveolus) a reniform outline. »

Source : MNHN, Paris

siquement nulle. J'ajoute que l'aspect des canines supérieures de *H. protamphibius* et de *H. liberiensis* reproduit assez fidèlement celui que Falconer avait observé en 1868 sur les premiers spécimens de *H. sivalensis* et qu'on retrouve sur la tête osseuse de cet Hippopotame conservée aux Galeries de Paléontologie du Muséum. Enfin, le fait que le trijumeau à sa sortie du trou déchiré antérieur se place fortement en retrait, sur une vue inférieure, par rapport au contour du néopallium, est commun aux trois espèces ; déjà important sur *H. sivalensis* malgré l'étroitesse du cerveau, ce retrait s'amplifie sur les deux autres formes [1] ; il disparaît au contraire chez *H. amphibius* et *H. Lemerlei*, à la suite d'un étalement de la gouttière maxillaire secondairement acquis.

Mais la conformation de la face supérieure du corps du sphénoïde est fort éloignée de celle de *H. sivalensis*, et l'on pourrait alors penser qu'elle est en rapport avec une spécialisation. Pourtant, outre le fait, sur lequel j'ai insisté plus haut, que cette région compte parmi les plus stables du squelette, il ne faut pas perdre de vue dans une telle interprétation le peu que nous sachions encore de la phylogénie des Hippopotames. Son histoire est résumée dans le déroulement d'une série africaine et d'une série indoue. Depuis le Pliocène, qui renferme les plus anciens exemplaires connus, les deux séries ont évolué séparément, affectant un parallélisme assez net par certains côtés tandis que par d'autres elles s'engageaient dans des voies divergentes ; c'est ainsi qu'elles ont fait preuve d'une égale tendance à la diminution du nombre des incisives à partir d'un état initial hexaprotodonte dont les témoins sont *H.* (*Hexaprotodon*) *hipponensis* en Afrique, *H.* (*Hexaprotodon*) *iraraticus* et *H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* aux Indes. Mais simultanément, la face s'allongeait considérablement dans les espèces africaines (*H. protamphibius* et *H. amphibius*) [2] et se raccourcissait légèrement dans celles d'Asie (*H. namadicus* et *H. palaeindicus*).

Les Hippopotames possédaient sûrement, à l'origine, un grand nombre de traits identiques, dont chacun, par conséquent, a pu se modifier indépendamment des autres, avec le temps. En dépit de la pauvreté de notre documentation sur les Hexaprotodontes africains, je pense que dès le Pliocène, dans les deux séries, l'énorme gorge postérieure des canines supérieures devait exister sur certains types, car on ne comprendrait pas qu'étant présente chez les formes indoues les plus archaïques, elle ait fait défaut chez leurs homologues d'Afrique, pour apparaître brusquement sur *H. protamphibius*. Pour des raisons similaires, il est probable que les rapports du frontal avec le nasal et le lacrymal ont été tout d'abord les mêmes aux Indes et en Afrique. Cependant, si les Hippopotames avaient tous encore, au Pliocène, de nombreuses propriétés communes, il est difficile d'imaginer chaque stock hexaprotodonte comme représenté par un type unique : l'écart est trop marqué, dans le pleistocène africain, entre *H. protamphibius* et *H. amphibius*, pour qu'ils proviennent d'un seul phylum ; de même, dans le Pliocène de l'Inde, un léger

1. Par rapport au point de largeur maxima du neopallium, il est de 1 cm. 9 chez *H. liberiensis* et de 2 cm. 2 chez *H. protamphibius*.

2. Du fait de sa dégénérescence par le nanisme, *H. liberiensis* doit être placé en dehors de ces phénomènes (voir plus loin).

Source : MNHN, Paris

décalage s'affirme déjà entre *H. iravaticus* et *H. sivalensis*. Plus vraisemblablement, à l'intérieur de chaque stock hexaprotodonte il devait y avoir, coexistant déjà avec de nombreux termes de rapprochement entre les divers types, quelques divergences fondamentales qui pouvaient toucher, par exemple, aux canines supérieures ou à la selle turcique.

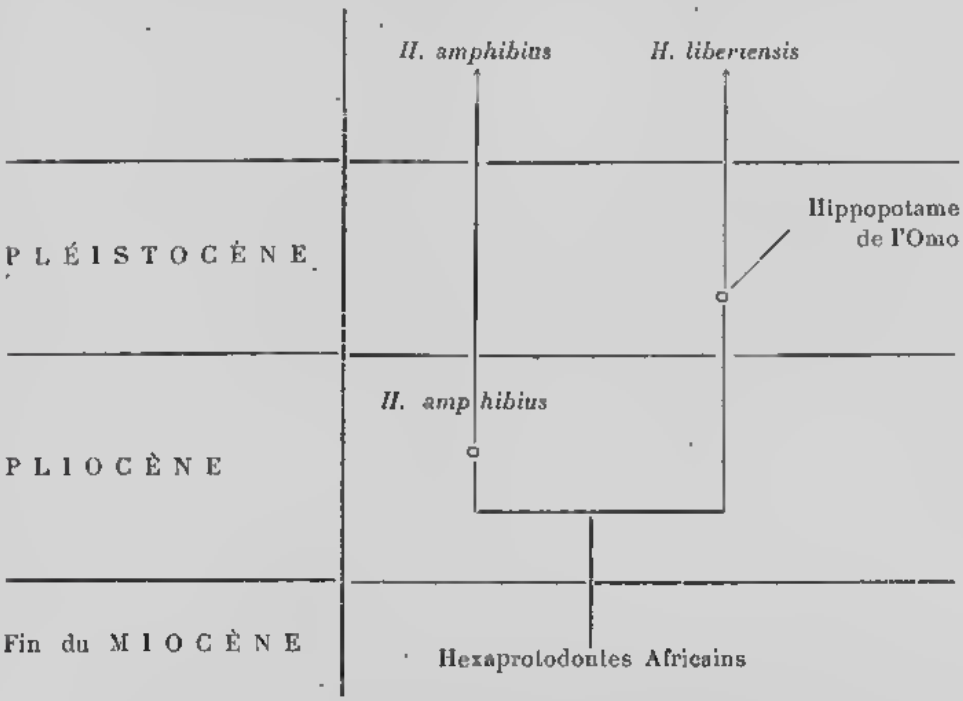
Quoi qu'il en soit, *H. protamphibius* porte un caractère fort net de spécialisation : c'est la largeur inusitée de son télencéphale ; elle est remarquable en valeur absolue, puisqu'elle dépasse celle de *H. amphibius*, de taille corporelle pourtant supérieure ; elle est encore plus étonnante si on la compare aux autres dimensions du télencéphale, car on obtient alors un indice extraordinairement élevé. D'autre part la grandeur de l'angle des nerfs optiques, ainsi que l'examen extérieur de la tête osseuse, principalement des orbites, montrent qu'il était adapté à la vie amphibie.

Une somme de traits primitifs et de traits spécialisés se trouve en définitive combinée dans l'Hippopotame de l'Omo. Reste à préciser, dans la mesure où l'autorisent nos connaissances anatomiques et paléontologiques, le degré d'affinité qu'il manifeste à l'égard de *H. liberiensis*. Dérivent-ils directement l'un de l'autre ? Appartiennent-ils à deux lignées voisines, mais distinctes ? Une chose est hors de doute : *H. liberiensis* est une forme dégénérée. Nous ne pouvons nous faire aucune idée de ce qu'elle était avant son altération par le nanisme, les fouilles paléontologiques étant restées jusqu'à présent absolument vaines à ce sujet. En tout cas, le fait essentiel dans sa transformation me paraît être le changement des proportions entre les deux parties constitutives de la tête osseuse : le crâne et la face. Le bord antérieur de l'orbite est à égale distance des incisives et du trou occipital au lieu de se placer, comme chez *H. amphibius* et *H. protamphibius*, à l'union du tiers antérieur avec les deux tiers postérieurs de la tête. En d'autres termes, la face est remarquablement réduite par rapport au crâne. Son involution a retenti sur la facture de certains muscles de la tête : les muscles masticateurs, destinés à mouvoir une mandibule désormais très courte, ont diminué de volume et les temporaux ne viennent plus s'adosser sur la ligne médiane qu'au niveau d'une crête sagittale très atténuée [1] ; les muscles de la nuque, soutenant une tête appréciablement allégée, ont également perdu de leur puissance ; les uns et les autres, en s'affrontant par leurs insertions le long des crêtes pariéto-occipitales, d'ailleurs abaissées, exercent une compression bien moindre sur la partie adjacente de la base du crâne et c'est pour cette raison que le mur externe du conduit auditif externe apparaît plus largement entre la crête post-glénoïdienne et le processus para-occipital. Quant à la cavité cranienne, elle loge un cerveau plus globuleux, d'où la convexité des os pariétaux, qui bombent dans la fosse temporale. Toutes ces modifications, pressenties séparément par la majorité des auteurs, qui en font autant de caractères génériques, sont solidaires et relèvent du même phénomène initial : l'allure différente du rapport entre la face et le crâne. Or, quel peut être l'origine de ce décalage ? Il n'est que de considérer

1. De même, les masséters ont une surface d'insertion moins étendue sur les os jugaux.

Source : MNHN, Paris

l'ensemble des Mammifères pour se rappeler que, dans n'importe quelle famille, les types de petite taille offrent un écart dans le même sens vis-à-vis des spécimens plus grands. L'écart est considérablement plus prononcé si l'on confronte les individus très jeunes et les adultes, par suite de l'extension précoce de l'encéphale et donc du crâne, contrastant avec la différenciation tardive de la face. C'est précisément le propre des nains de garder toute leur vie une tête dont le développement s'est arrêté prématurément. Mettons en parallèle, par contre-épreuve, un fœtus ou un nouveau-né de *H. amphibius* avec *H. liberiensis* : le même aspect globuleux du crâne, la même réduction de la face frappant immédiatement, et par voie de conséquence, la même disposition des muscles masticateurs et cervicaux, avec son retentissement sur les crêtes d'insertion de la voûte aussi bien que sur la région post-glénoïdienne. De toute évidence, c'est donc le nanisme qui a provoqué, dans le cas de *H. liberiensis*, cette morphologie au premier abord surprenante, par un arrêt de croissance responsable de la conservation de particularités fœtales. L'Hippopotame de Libéria n'est en aucune façon plus évolué par le cerveau que l'Hippopotame amphibie ; c'est à tort qu'on l'a souvent prétendu ; il n'a pas un cerveau plus développé, toutes choses égales, pour traduire anatomiquement un degré d'intelligence plus élevé ; il en est pourvu parce qu'il est nain.



La part du nanisme étant ainsi délimitée approximativement, il ne reste plus guère, comme points de dissemblance avec *H. amphibius* que l'allongement de la selle turcique, l'apophyse frontale antérieure, la gouttière de la canine supérieure et la diprotodontie mandibulaire. Et, parmi ces traits, c'est seulement le

Source : MNHN, Paris

dernier, en fin de compte, qui l'écarte vraiment de *H. protamphibius*. Aussi l'idée d'une filiation directe, loin d'être absurde, se montre-t-elle plausible, d'autant plus que rien ne prouve l'ancienneté de la diprotodontie. Toutefois, étant donné la valeur très spéciale de l'indice cérébral chez *H. protamphibius*, due à l'énorme largeur du cerveau, je crois qu'on doit se contenter de conclure que les deux formes ont eu, dans un passé relativement récent, un ancêtre commun. Au moins deux phylums, dans ces conditions, se seraient dégagés, au pliocène, du stock des hexaprotodontes africains ; l'un aurait abouti à *H. amphibius* ; l'autre, à *H. liberiensis*, après avoir donné, par une lignée collatérale, l'Hippopotame de l'Omo.

2. — H. (Tetaprotodon) Lemerlei A. Grandidier.

L'emplacement des anfractuosités cérébrales visibles ne laisse prévoir aucune différence sensible avec *H. amphibius* ou *H. protamphibius*. La forme générale du télencéphale est nettement plus allongée que dans les espèces actuelles et, *a fortiori*, que chez *H. protamphibius* ; l'indice 1 le fait bien voir ; les deux autres indices n'indiquent rien de spécial.

Le diencéphale et ses rapports montrent une incontestable parenté avec *H. amphibius*. La fosse pituitaire, séparée du chiasma par un plan très fortement oblique, est d'une importance et d'une conformation identiques. Le contenu des gouttières maxillaires n'est pas en retrait sur le contour du néopallium. Comme je l'ai dit plus haut, ce point de rapprochement intéressant avec *H. amphibius* provient d'une acquisition secondaire, absente sur *H. sivalensis H. protamphibius* et *H. liberiensis*. Par ailleurs, l'angle formé par les nerfs optiques et l'angle du nerf moteur commun avec le plan sagittal médian sont du même ordre que sur *H. liberiensis*, en raison d'une adaptation moins parfaite à la vie amphibie, sans qu'on puisse dire si elle est en cours de régression ou en voie d'acquisition, que chez *H. amphibius*.

Je pense que l'on est en présence du type voisin de *H. amphibius*, mais qui aurait conservé une allure plus primitive que l'actuel *H. amphibius* par le chiffre très bas de son indice 1. Ses affinités étaient d'ailleurs bien établies déjà par les caractères extérieurs de la tête osseuse. Parmi ceux-ci je rappellerai :

— la conformation de la région pré-orbitaire (le lacrymal s'articule avec le nasal par la totalité de son bord interne),

— la morphologie dentaire (même formule ; même topographie des figures d'usure des molaires ; canines supérieures semblables).

Je me contenterai de faire valoir ces indications, qui l'opposent formellement à *H. protamphibius* et à *H. liberiensis*.

L'étude de l'encéphale est ainsi en parfait accord avec celle de la tête osseuse. L'hypothèse de Joleaud, selon laquelle *H. Lemerlei* dériverait directement de *H. amphibius* par passage de celui-ci à Madagascar au Pliocène supérieur ou au Pléistocène est, anatomiquement, tout à fait vraisemblable. Après la formation du canal de Mozambique, il aurait subi l'influence du régime insulaire ; tout spécialement sa taille se serait progressivement amenuisée, d'où l'exis-

Source : MNHN, Paris

tence de la variété de Mananjary, décrite en 1916 par LAMBERTON [1], dont la stature était d'un quart seulement inférieure à celle de *H. amphibius*.

3. — H. (Hexaprotodon) sivalensis Falc. et Cautl.

Le nombre et le volume insolites des sinus osseux, espaces inemployés, qui entourent le moulage endocranien dans sa partie antérieure, laissaient prévoir un cerveau fort peu développé. De fait, le cerveau est court et surtout étroit. Sa

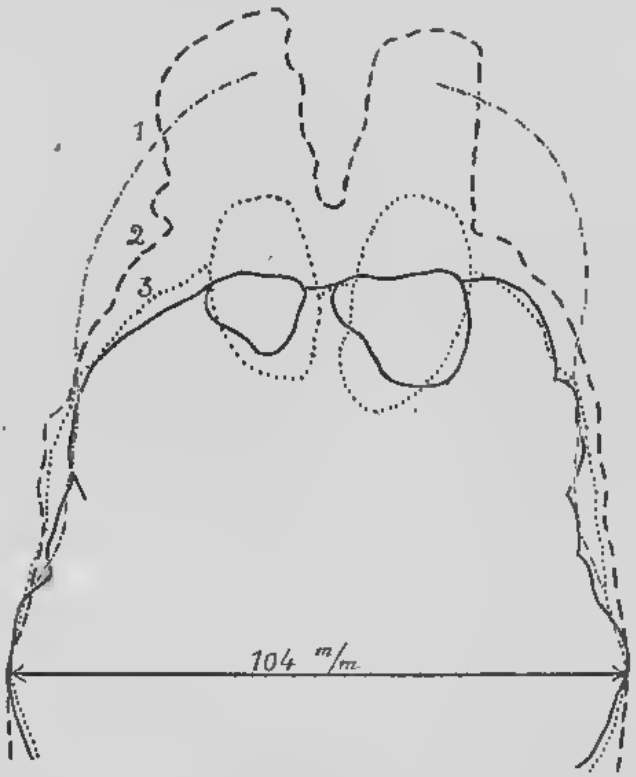


FIG. 8. Diagramme où l'on a représenté le contour du cerveau chez *H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* Falc. et Cautl. (1), *H.* (*Tetraprotodon*) *amphibius* L. (2) et *H.* (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton (3), en amenant sa largeur maxima au chiffre atteint chez *H.* (*Tetraprotodon protamphibius* C. Arambourg (trait plein) ; ce procédé donne une illustration des variations de l'indice 1 chez les Hippopotames. Pour ne pas alourdir le schéma, *H.* (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* A. Grand. n'a pas été figuré.

longueur relativement faible détermine la valeur assez élevée de l'indice 2. Son étroitesse étonnante abaisse considérablement la valeur de l'indice 1, de sorte que si l'on examine cet indice dans les cinq espèces confrontées, il ressort que les formes actuelles, largement dépassées par *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius*, surclassent aisément à leur tour *H.* (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* et encore bien plus *H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis*. Elle influe aussi sur l'indice 3, lui faisant atteindre ici son chiffre maximum (79) ; en se référant à la publica-

1. *Hippopotamus amphibius Standini* Monnier et Lamberton.

Source : MNHN, Paris

tion de Mlle Friant, déjà citée, on sera peut-être étonné de constater que c'est, à peu de chose près, le même que chez le fœtus de *H. amphibius* (78) dont le cerveau a pourtant une allure toute différente, beaucoup plus globuleuse ; ce n'est en réalité qu'une contradiction apparente, chaque rapport variant naturellement avec son numérateur aussi bien qu'avec son dénominateur ; avant d'interpréter deux résultats voisins il ne faut donc pas omettre de contrôler le facteur qui les a rapprochés.

La hauteur maxima du cerveau, atteinte, comme pour les autres espèces, sur un plan vertical passant par le lobe piriforme, n'offre rien de bien spécial. Mais, en avant du lobe piriforme et du complexe sylvien, elle se réduit dans des conditions telles que ce phénomène me paraît représenter la caractéristique essentielle de cette espèce. Le cerveau y accuse un manque de développement manifeste, à la fois vers le haut, où son bord supérieur reste sur un plan inférieur à celui du bord supérieur des bulbes olfactifs [1], et vers le bas, où ses rapports demeurés lointains avec les nerfs des gouttières maxillaires expliquent l'aspect soufflé des ailes du sphénoïde ; sa masse s'avère insuffisante, fait unique chez les Hippopotames, à aplatir les pédoncules olfactifs — d'où leur angulation — contre le plan osseux sous-jacent. La répercussion de ces dispositions sur la base du crâne réside dans un rehaussement de la face supérieure des ailes du sphénoïde, voisin de 2 cm., et, par conséquent, dans une dénivellation énorme, latéralement, entre les étages antérieur et moyen.

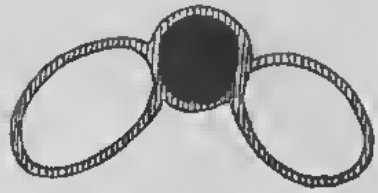


Fig. 9. Coupe schématique des pédoncules olfactifs de *Hippopotamus* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* à leur tiers antérieur.

Colbert (1935) fait remarquer que l'écart est si grand entre la capacité cranienne de *H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* et celle des Hippopotames actuels, qu'il s'est produit dans le groupe une extension considérable du cerveau pendant la courte période pliocène. En choisissant *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius* comme terme de comparaison, le décalage est encore bien plus marqué. A moins que les Hexaprotodontes indous n'aient présenté un retard évolutif vis-à-vis de leurs contemporains d'Afrique, et il n'y a, *a priori*, aucune raison valable de le penser, le développement du cerveau s'est donc réalisé en Afrique, parallèlement à l'allongement de la face. Ces acquisitions n'ont pu être assurées simultanément qu'à cause de l'état archaïque des Hexaprotodontes, attesté notamment par les espaces demeurés inutilisés autour du cerveau et temporairement annexés par le sphénoïde et les frontaux.

L'angle des nerfs optiques est nettement moins ouvert que chez *H.* (*Tetraprotodon*) *amphibius* et *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius*. Il se rapprocherait plutôt de *H. liberiensis* ; je pense qu'il faut y voir le résultat d'un processus de convergence : avec ses orbites peu surélevés et insuffisamment écartés, *H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* est encore imparfaitement adapté à la vie amphibie : *H. liberiensis*, lui, ne l'est plus.

1. D'où l'extension des sinus frontaux.

Source : MNHN, Paris

En somme l'aspect fruste de l'encéphale, illustré par ses indices et par ses rapports avec les os de la base du crâne, fait incontestablement de *H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* le plus primitif des Hippopotames envisagés dans la présente étude.

Les faits précédents apportent-ils un élément nouveau pour considérer l'origine des Hippopotames ? On sait que trois thèses ont été proposées à ce sujet. Matthew les fait dériver des *Suidae*. Andrew et Colbert pensent qu'ils descendraient plutôt d'un Anthracothéridé, *Merycopotamus*. Récemment, après des recherches fort poussées sur la région auditive et ses rapports, Miss Pearson a suggéré de rechercher leurs ancêtres dans les Artiodactyles éocènes du groupe des *Cebochoeridae*. Il est certain que le cerveau de *H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* se rapproche assez de celui des *Suidae* par le manque d'extension de sa moitié antérieure. Chez les membres actuels de ce dernier groupe, les sinus alisphénoïdaux sont complètement absents, mais de part et d'autre de la ligne médiane, les ailes du sphénoïde se surélèvent encore d'une façon remarquable. *H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* se rapprocherait donc davantage des *Suidae* que les autres Hippopotames, mais c'est tout ce que l'on est autorisé à avancer. Que les seconds proviennent des premiers, qu'ils aient possédé un stock ancestral commun, les deux hypothèses demeurent vraisemblables. Seul un examen comparatif de la face endocranienne de la base du crâne dans les formes les plus anciennement connues, examen qui s'est révélé fort rarement possible jusqu'à présent, permettrait de préciser la parenté des deux groupes.

CONCLUSIONS

1. — *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius* est étroitement apparenté à *H.* (*Choeropsis*) *liberiensis* par la forme de son cerveau et la conformation de la selle turcique. Les rapports de l'os lacrymal et la facture des canines supérieures confirment ces indications. Les Hexaprotodontes africains auraient fourni deux phylums ; l'un aurait abouti à *H.* (*Tetraprotodon*) *amphibius* ; l'autre aurait donné *H.* (*Choeropsis*) *liberiensis*, après avoir abandonné, au Pléistocène, une lignée collatérale dont *H.* (*Tetraprotodon*) *protamphibius* serait le seul représentant connu.

2. — *H.* (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* dérive de *H.* (*Tetraprotodon*) *amphibius* ; les caractères cérébraux sont à cet égard aussi formels que les caractères extérieurs de la tête ossense.

3. — *H.* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* est trop primitif pour être rattaché à l'un des types précédents par son encéphale. La partie antérieure de son cerveau, notamment, entourée d'énormes sinus frontaux et sphénoïdaux, offre un manque de développement frappant. Elle donne au cerveau une allure très spéciale qui n'est pas sans rappeler celle que l'on observe chez les *Suidae*.

Laboratoires de Paléontologie
et d'Anatomie Comparée du Muséum.

Source : MNHN, Paris

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Arambourg (C.). 1944 a. — Au sujet de l'*Hippopotamus hipponensis* Gaudry. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 5e série, t. XIV, p. 147-154.

— 1944 b. — Les Hippopotames fossiles d'Afrique. *C. R. Acad. Sci.*, t. 218, p. 602-601.

— 1947. — Contribution à l'étude géologique et paléontologique du Bassin du Lac Rodolphe et de la Basse Vallée de l'Omo, 2e partie, *Paléontologie ; in* Mission Scientifique de l'Omo, t. 1, fasc. III, Édit. du Muséum, Paris.

Colbert (E. H.). 1935. — Siwalik Mammals *in* American Museum of Nat. Hist. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, XXVI.

Depéret (Ch.). 1908. — L'histoire zoologique et la phylogénie des Anthracothéridés. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4), t. XXVIII, p. 149-160.

— 1921.

Falconer (H.). 1868. — Note on the existing *Hippopotamus liberiensis* (Morton) with a Synopsis of the *Hippopotamidae*, fossil and recent. *Pal. Mem. and Notes*, II, p. 404-407.

— et Gautley (P. T.). 1847. — Fauna Antiqua Sivalensis Pt. VIII.

Filhol (M. H.). 1895. — Observations concernant la restauration d'un squelette d'*Hippopotamus Lemerlei*. *Bull. Mus. Hist. nat.*, n° 1, p. 88-91.

Flower (W. H.). 1887. — On the Pygmy Hippopotamus of Liberia, *Hippopotamus liberiensis* (Morton) and its claims to distinct generic rank. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, p. 612-614.

Friant (M.). 1944. — Le Télencéphale des *Hippopotamidae*. *Arch. Mus. nat. Hist. nat.*, 6e série, t. XVI, p. 35-54, 10 fig., 2 pl. h. t.

Gregory (W. K.). 1910. — On orders of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, t. XXXII various pages.

Hooijer (D. A.). 1942. — On the nomenclature of some fossil Hippopotami. *Arch. Neerl. Zool.*, t. VI, 2e et 3e livr., p. 270-282.

— 1945. — On Recent and fossil Hippopotami. *Arch. Neerl. Zool.*, t. VII, p. 289-290.

Joleaud (L.). 1920. — Contributions à l'étude des Hippopotames fossiles. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e série, t. XX, p. 13-26, pl. I.

— 1921. — Considérations sur le système dentaire des Hippopotames. *Bull. Soc. zool. Fr.*, t. XLVI, p. 18-22, 1 fig.

— 1923. — Sur les Hippopotames subfossiles de Madagascar et sur les connexions géographiques récentes de la Grande Ile avec le continent africain. *C. R. séances Acad. Sci.*, t. 176, p. 177.

Kowalevsky (W.). 1873. — On the osteology of the *Hyopotamidae*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, CLXIII, p. 19-94, pl. XXXV-XL.

Lydekker (R.). 1883. — Siwalik Solenodont Simia. *Pal. Indica*, II Pt. 142-177, pl. XXIII-XXV.

Source : MNHN, Paris

LYDDEKER (R.). 1884. — Siwalik and Narbada Bunodont Simia. *Pal. Indica* (X) III, Pt. 2, p. 35-104, pl. VI-XII.

MAJOR (C. J. Forsyth). 1902. — Exhibition of and Remarks upon some remains of a Pygmy Hippopotamus from Cyprus. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 238-239.

MILNE-EDWARDS (H. et A.). 1868-1874. — Observations sur l'Hippopotame de Libéria, *in* Recherches pour servir à l'Histoire naturelle des Mammifères. *Paris*, p. 43-66, V pl. h. t.

MORTON (S. G.). 1849. — Additional Observation on a new species of Hippopotamus. *J. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 2e series, vol. I, p. 231-239, pl. XXXII-XXXIV.

PEARSON (H. S.). 1927. — On the skulls of early tertiary *Suidae*, together with an Account of the Otic Region in some other Primitive Artyodactyla. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, series B, *215*, p. 389-460, 53 fig.

VAUFREY (R.). 1928. — Sur l'« Aprotodon Smith-Woodwardi » Forster Cooper et la phylogénie des Hippopotames. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e série t. XXVIII, p. 227-240.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE III.

Moulages endocraniens artificiels en vue inférieure (en haut) et en vue latérale gauche (en bas).

A, A', *Hippopotamus* (*Tetraprotodon*) *Lemerlei*. A. Grand., des collections du Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

B, B', *Hippopotamus* (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton, n° 1936-404.

C, C', *Hippopotamus* (*Tetraprotodon*) *Lemerlei* A. Grand., n° 1937-50, dont Mlle Friant a donné une première représentation en 1940.

G. N. × 2/5 environ.

PLANCHE IV.

Moulages endocraniens artificiels (A, A', ; B, B') et naturels (C, D).

A, A' *Hippopotamus* (*Tetraprotodon*) *amphibius* Linné, n° A. 2215; vue inférieure et vue latérale gauche.

B, B', *Hippopotamus* (*Choeropsis*) *liberiensis* Morton, n° A. 10511, représenté par A. Milne Edwards, *in* Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie Comparée de l'Homme et des Animaux, 1857-1881 ; vue inférieure et vue latérale.

Source : MNHN, Paris

C, *Hippopotamus* (*Tetraprotodon*) *protamphibius*. C. Arambourg ; vue latérale droite.

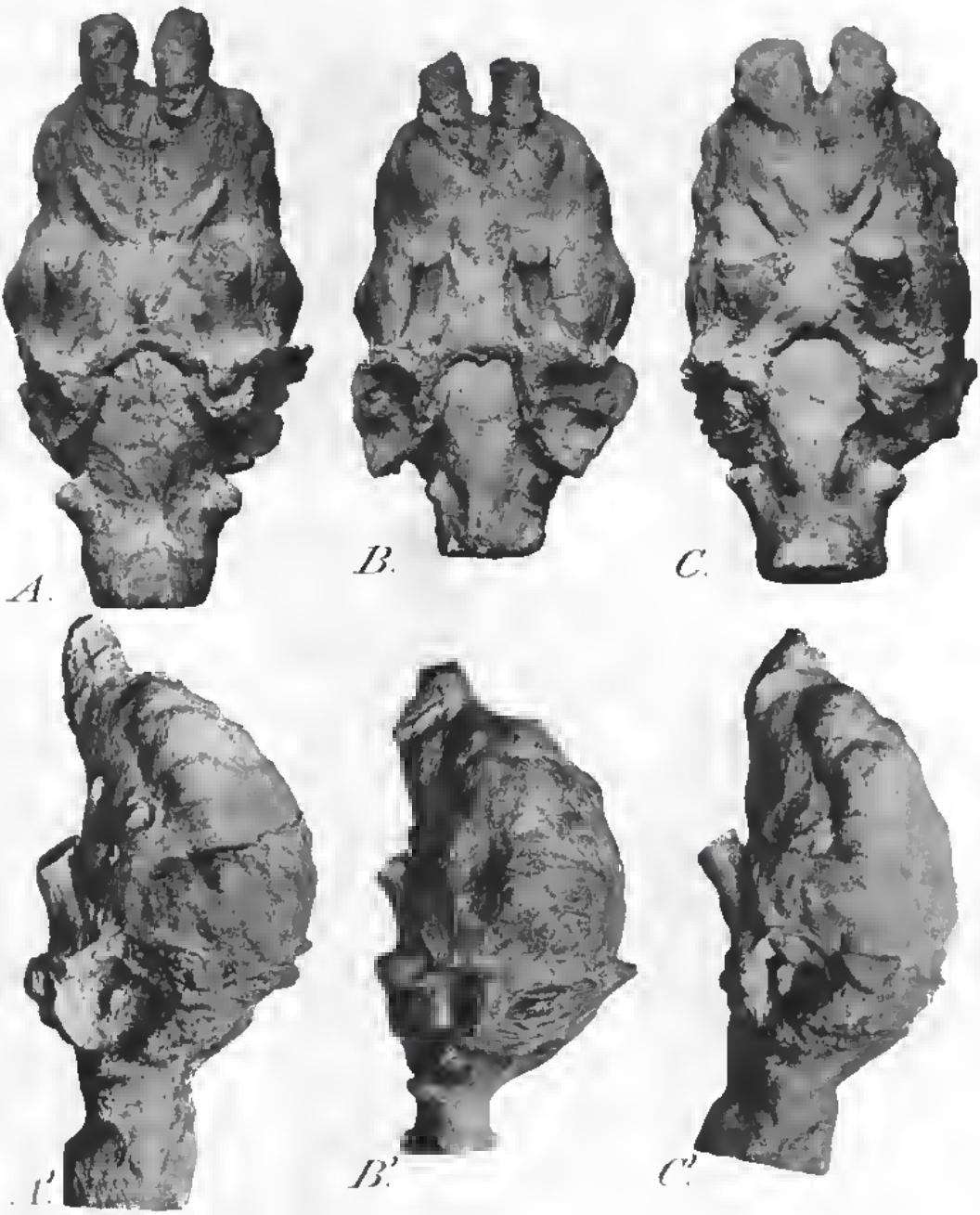
D, *Hippopotamus* (*Hexaprotodon*) *sivalensis* Falc. et Cautl. ; vue latérale gauche.

G. N. × 2/5 environ.

Le gérant : R. Jeannel.

IMPRIMERIE PROTAT FRÈRES, MACON. — MARS 1948.
DÉPÔT LÉGAL : 1er TRIMESTRE 1948. — N° IMPRIMEUR : 6276. N° ÉDITEUR : XXVI-2.

Source : MNHN, Paris

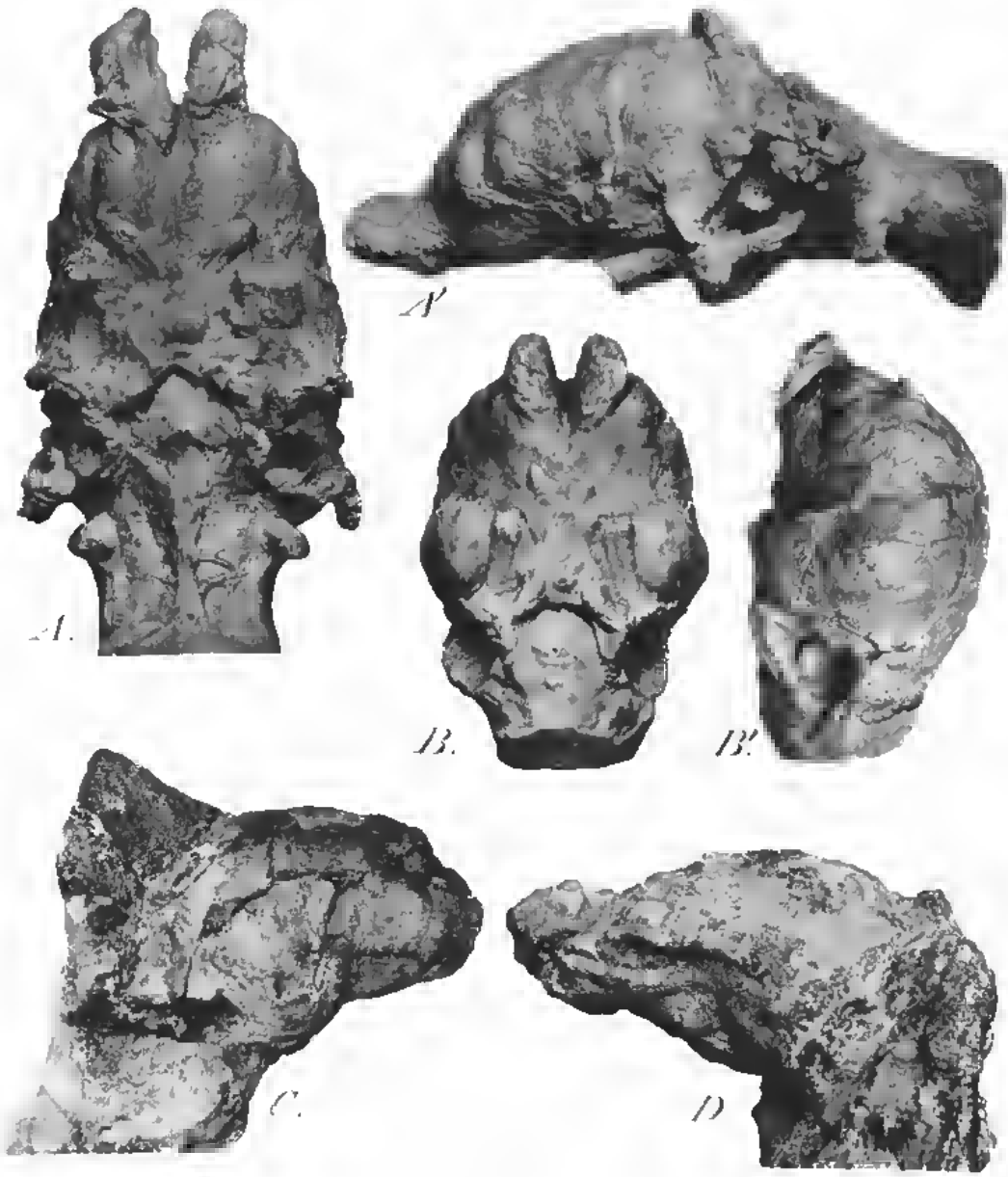


L. Le Charles, imp.

Maulages endacraniens d'Hippopatames disparus

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

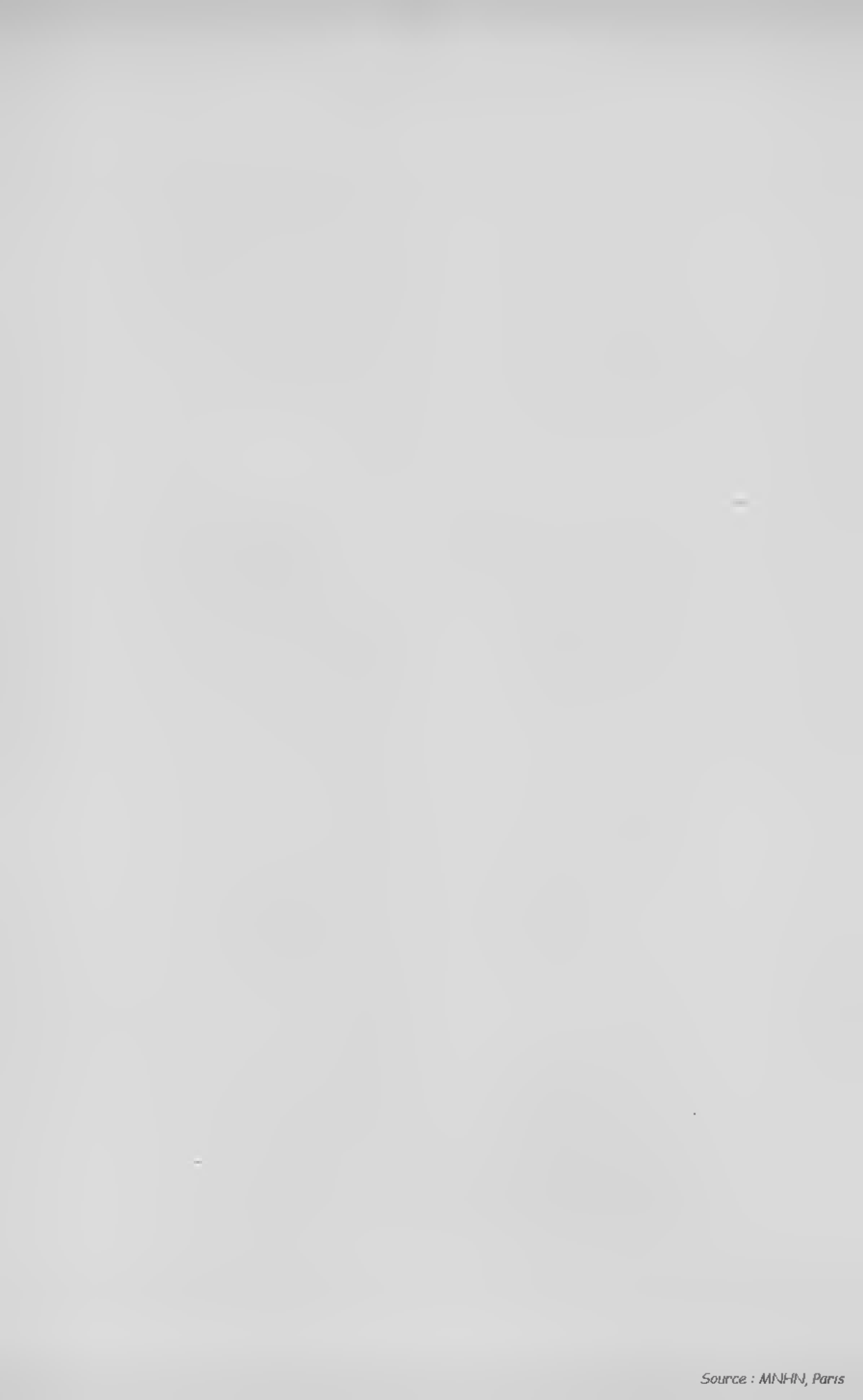


L. Le Charles, imp.

Mouloges endocraniens d'Hippopotomes disporus

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Les **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle** paraissent sans périodicité fixe. Chaque volume est formé d'un nombre variable de fascicules, publiés isolément et ne contenant qu'un seul mémoire.

Les auteurs reçoivent 50 tirages à part de leurs travaux, brochés et sous couverture. Ils s'engagent à ne pas les mettre dans le commerce.

Le prix de l'abonnement, pour un volume, est de *400 francs et 600 francs pour l'étranger*.

Le montant des abonnements et les demandes de fascicules doivent être adressées au *Muséum national d'Histoire naturelle, service des ventes*, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e).

Compte chèques postaux : Paris 124-03.

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (commencées en 1802 comme *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle*). (Un vol. par an, France : 600 fr., Étranger : 800 fr.).

Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle (commencé en 1895). (Un vol. par an, 500 fr. .

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, nouvelle série (Sans périodicité fixe ; abonnement pour un volume : France, 400 fr., Étranger, 600 fr.)

Publications du Museum national d'Histoire naturelle (Sans périodicité fixe ; paraît depuis 1933).

Index Seminum in Hortis Musaei Parisiensis collectorum (Laboratoire de Culture ; paraît depuis 1822 ; échange).

Notulae Systematicae (Directeur : M. H. Humbert, laboratoire de Phanérogamie ; paraît depuis 1909 ; abonnement au volume. France : 150 fr. ; Étranger : 200 fr.).

Revue française d'Entomologie (Directeur : M. le Dr R. Jeannel, laboratoire d'Entomologie ; paraît depuis 1934 ; abonnement annuel : France, 500 fr. ; Étranger, 700 fr.).

Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale (Directeur : M. A. Chevalier, laboratoire d'Agronomie coloniale ; paraît depuis 1921 ; abonnement pour la France : 400 fr. ; Étranger, 500 fr.).

Revue Algologique (Directeur : M. R. Lami, laboratoire de Cryptogamie ; paraît depuis 1924 ; abonnement : France, 200 fr. ; Étranger, 260 fr.).

Revue Bryologique et Lichénologique (Directeur : Mme Allorge, laboratoire de Cryptogamie ; paraît depuis 1874 ; abonnement : France, 200 fr. ; Étranger, 300 fr.).

Revue de Mycologie (anciennement *Annales de Cryptogamie exotique*) (Directeurs MM. R. Heim, J. Duché et Malençon, laboratoire de Cryptogamie ; paraît depuis 1928 ; abonnement : France, 225 fr ; Étranger, 450 fr.).

Mammalia (Directeur : M. E. Bourdelle, laboratoire de Zoologie, Mammifères et Oiseaux ; paraît depuis 1936.

Bulletin du Laboratoire maritime du Muséum national d'Histoire naturelle à Dinard (Directeur M. Ed. Fischer, laboratoire maritime de Dinard ; suite du même *Bulletin à Saint-Servan* ; paraît depuis 1928 ; prix variable par fascicule).

Bulletin du Musée de l'Homme (Directeur : M. P. Rivet, place du Trocadéro ; paraît depuis 1931), n'est envoyé qu'aux membres de l'Association des Amis du Musée de l'Homme.

Recueil des Travaux du Laboratoire de Physique végétale (Laboratoire de Physique végétale ; paraît depuis 1927 ; échange).

Travaux du Laboratoire d'Entomologie (Laboratoire d'Entomologie ; paraît depuis 1934 ; échange).

Source : MNHN, Paris